

EL REGISTRO MAS ANTIGUO DE *HIPPIDION* OWEN, 1869 (MAMMALIA, PERISSODACTYLA) EN AMERICA DEL SUR

J. L. Prado *, M. T. Alberdi ** y M. A. Reguero ***

RESUMEN

Se confirma la presencia de *Hippidion devillei* en la localidad de Esquina Blanca (Jujuy, Argentina) y se sitúa, a partir de los datos paleomagnéticos, en una edad cercana al límite Matuyama/Gauss. Estos restos representan el registro más antiguo de esta especie en América del Sur. Consideramos que no se debe descartar la validez de la «Edad-mamífero» Uquiense descrita por primera vez en esta región por tener ventajas sobre los afloramientos de la costa Bonaerense.

Palabras clave: *Hippidion devillei*, *Mammalia*, *Perissodactyla*, «Edad-mamífero» Uquiense, *Pliocene superior*, Argentina.

ABSTRACT

The presence of *Hippidion devillei* in the Esquina Blanca locality (Jujuy, Argentina) is confirmed and following the paleomagnetic data is placed near to the Matuyama/Gauss boundary. These remains represent the oldest record of *Hippidion* in South America. We consider that the validity of the Uquian Land Mammal Age should not be discarded in consideration that the Uquia region is better endowed than the Pampean.

Key words: *Hippidion devillei*, *Mammalia*, *Perissodactyla*, *Uquian Land Mammal Age*, *Upper Pliocene*, Argentina.

Introducción

La fase pliocena Diaguita de la Orogenia Andina fue la responsable de profundos cambios fisiográficos en el Sur de América del Sur. Una de sus principales consecuencias fue el establecimiento de dos nuevos tipos de ambientes: semidesiertos de altura en la región occidental y planicies húmedas en la oriental (Pascual *et al.*, 1996). Estos nuevos ambientes posibilitan la llegada masiva de varios grupos de inmigrantes neárticos, entre los que se encuentran los équidos (Webb, 1985).

Los restos analizados en este trabajo, referidos al género *Hippidion*, provienen de la localidad Esquina Blanca, en el Noroeste argentino y constituyen el registro más antiguo de équidos en América del Sur. En efecto, la localidad de Esquina Blanca fue propuesta como estratotipo de la Formación Uquía y

también de la «Edad-mamífero» Uquiense, referida al Pleistoceno inferior (Marshall, 1982; Marshall *et al.*, 1982).

Recientemente, Cione y Tonni (1995) consideran que la «Edad-mamífero» Uquiense no está adecuadamente definida porque la fauna Uquiense incluye muchos taxones también citados en las «Edades-mamífero» Chapadmalalense y Ensenadense. Estos autores proponen un nuevo piso y edad en reemplazo del piso «Edad-mamífero» Uquiense, denominado Marplatense.

El presente trabajo no pretende discutir la validez ni los argumentos a favor o en contra del reconocimiento de nuevas edades. Sin embargo, consideramos que los hallazgos efectuados recientemente, entre los que se incluyen los nuevos restos motivo de esta contribución, aportarán datos a esta controversia. El objetivo de este trabajo es dar a conocer

* INCUAPA, Departamento de Arqueología, UNC. Del Valle 5737, 7400 Olavarría, Argentina.

** Departamento de Paleobiología, Museo Nacional Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006-Madrid. España

*** Departamento de Paleontología Vertebrados. Museo de La Plata. Paseo del Bosque, s/n. 1900. La Plata y CONICET, Argentina.

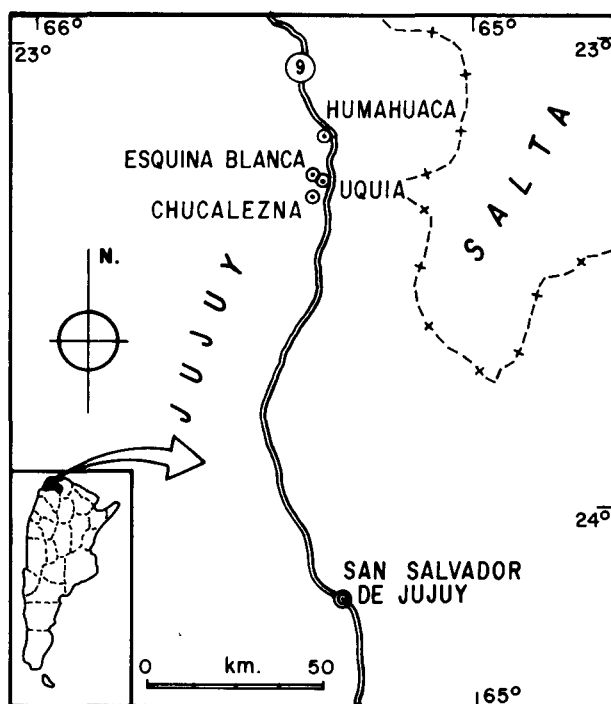


Fig. 1. Situación geográfica de la localidad de Esquina Blanca, Uquía, Jujuy (Argentina).

nuevos registros de *Hippidion* con una ubicación estratigráfica precisa para la sección tipo, Esquina Blanca, de la «Edad-mamífero» Uquiense.

Características de la región

La localidad Esquina Blanca, está situada en el departamento de Humahuaca (provincia de Jujuy, Argentina) y se encuentra aproximadamente a los 23° 18' S y 65° 21' O (fig. 1).

Regionalmente esta localidad corresponde a la Cordillera Oriental, límite E de la Puna. Esta región se caracteriza por presentar cadenas montañosas alineadas en dirección N-EN, separadas por valles profundos. La altitud media es de 4.000 metros.

El clima corresponde al característico de un desierto de altura: seco, con precipitaciones que oscilan entre los 300 y 750 mm anuales y con una marcada amplitud térmica diurna. Durante el verano es templado a frío y muy frío durante el invierno (Turner y Méndez, 1979; Turner y Monn, 1979).

Procedencia estratigráfica

Uno de los mayores inconvenientes con los que se han enfrentado los revisores de la fauna de la

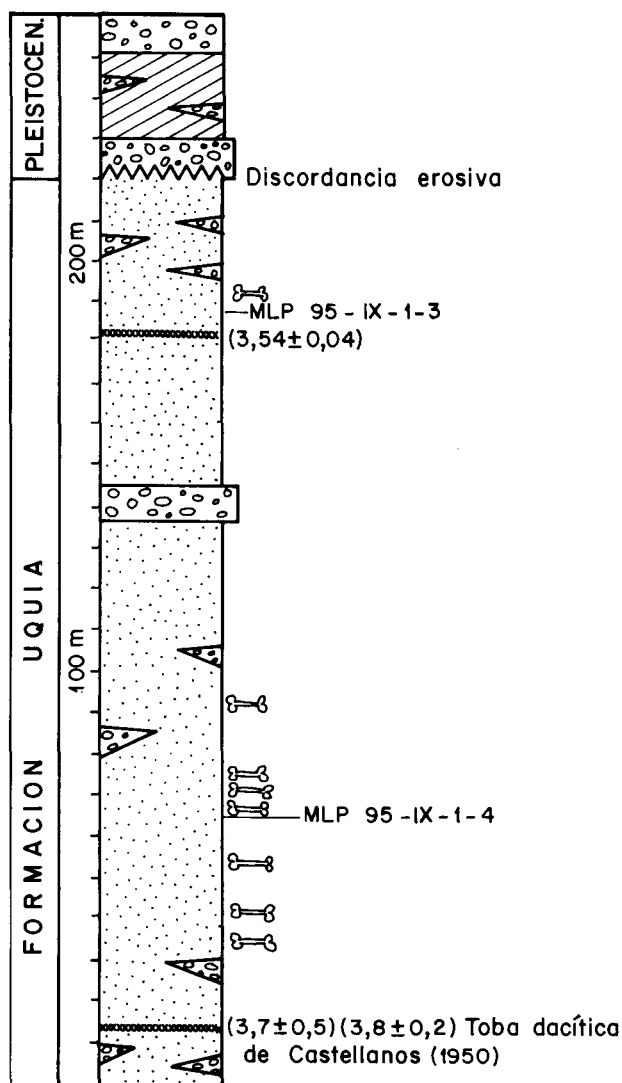


Fig. 2. Perfil esquemático del área de Esquina Blanca, Jujuy (Argentina), indicando los sitios de colección. Dataciones $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ sacadas de Marshall *et al.* (1982).

Fm. Uquía es la escasa información estratigráfica con la que cuentan sus fósiles. Castellanos (1923, 1953) proporcionó la procedencia estratigráfica de solamente algunos de los fósiles (*Promacrauchenia*, *Paraglyptodon*) colectados por él y De Carles, principalmente en la localidad de Chucalezna, situada a 4 km al S de Esquina Blanca. En la localidad tipo solamente un género, *Paraglyptodon*, posee procedencia estratigráfica precisa (Castellanos, 1950: p. 36; perfil 3, capa F).

Durante septiembre de 1995 integrantes de la Universidad de Salta (Ricardo Alonso y Eduardo Gallardo), del Laboratorio de Paleomagnetismo «Daniel Valencio» de la Universidad de Buenos

Tabla 1.—Dimensiones de la dentición superior e inferior de *Hippidion* de Uquía

Sigla	Dientes Sup.	Lsup	Asup	lbase	abase	altura	LPr	f.Pr	pl cab	pl fosetas	forma hy	SD/SL
MNCN-5324	P2	37	27	26,2	18	46	6	oval-re	1	3/3/2/a	aislado interior	muy marcd.
MNCN-5325	P3-4	28,6	30,3	28	31,5	51	5,6	oval	1	1/4/2/0	oval estrang.	>SD que SL
MNCN-5326	M1-2	26	29,2	25,2	30,5	42,5	4,1	oval	muesca	1/4/3/1	rota zona	rota zona
MNCN-5327	M3	28	28,5	26,2	25	49,5	6,5	oval	1	1/2/3/2a	oval estrang.	muy marcd.
Dientes Inf.												
MNCN-5364	Uquía P2	31,9	16,3									en mandíbula
MNCN-5361	Uquía M3	33	13									en mandíbula

Lsup = longitud mesio-distal en superficie; Asup = anchura buco-lingual en superficie, lbase = longitud en la base; abase = anchura en la base; Pr = protocono; LPr = longitud del protocono en superficie; f. Pr = forma del protocono; pl cab = pliegue caballino; pls fosetas = pliegues de las fosetas, anterior prefoseta, posterior prefoseta, anterior postfoseta y posterior postfoseta, respectivamente; hy = hypocono; SD/SL = seno distal / seno lingual del hypocono, o constricciones distal y lingual del hypocono, respectivamente.

Aires (Francisco Vilas y Ana Walther) y del Museo La Plata (Marcelo A. Reguero) realizaron trabajos de geología, paleomagnetismo, geocronología y paleontología en la localidad de Esquina Blanca. Como parte de esos trabajos se colectaron varios restos de vertebrados. El material que se da a conocer en este trabajo es parte de esta reciente expedición.

Los materiales recuperados están bien acotados estratigráficamente. *Windhausen*, *Platygonus*, *Ctenomys* «*Paractenomys*», y *Paraglyptodon* son algunos de los taxones presentes. Todos estos fósiles se hallaron por encima de la toba inferior (Toba dacítica de Castellanos, 1950). Esta toba se encuentra aproximadamente a unos 13 m de la discordancia. En la figura 2 se muestra la ubicación estratigráfica del material revisado en este estudio (nivel U9, paleomagnético, U17, estratigráfico, comunicación personal de A. Walter y R. Alonso).

La Fm. Uquía en la localidad tipo tiene una potencia aproximada de 220 m, y está compuesta por sedimentitas limo-arcillosas, tobáceas, pardo claras a blanquecinas, interdigitadas con niveles conglomeráticos. Esta secuencia se apoya en discordancia sobre unidades cámbrico-ordovícicas, mientras que su contacto superior es discordante con los sedimentos conglomeráticos (= conglomeráticos, es la terminología geológica argentina) del Pleistoceno s.l., así llamado por diversos autores (Manca, 1981).

Material y métodos

En 1912, De Carles colecciona varios restos dentarios y del esqueleto apendicular procedentes de la localidad Esquina Blanca, asignados a *Hippidion* «*uquiense*» por Kraglievich (1930). Estos restos se encuentran depositados en las colecciones del Museo de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Buenos Aires (MNCN). Los nuevos materiales procedentes de esta localidad están depositados en las colecciones de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP).

Para la realización del análisis osteométrico y la nomenclatura se utilizaron las recomendaciones y normas elaboradas en la «*Hipparion* Conference», celebrada en Nueva York en 1981 (Eisenmann *et al.*, 1988). Todas las dimensiones están expresadas en milímetros.

Sistemática paleontológica

Orden Perissodactyla OWEN, 1848.

Familia Equidae GRAY, 1821.

Subfamilia Equinae GRAY, 1821.

Tribu Equini GRAY, 1821.

Subtribu Plihippina PRADO y ALBERDI, 1996.

Género *Hippidion* OWEN, 1869.

Hippidion devillei (GERVAIS, 1855).

HOLOTIPO: Mandíbula inferior izquierda, P₂-M₃, y un fragmento de astrágalo izquierdo. Material figurado en Gervais (1855): lámina VII, figuras 11 y 12, sigla: TAR 687 y TAR 675. Depositado en el Institut de Paléontologie, Museum National d'Histoire Naturelle, París, Francia.

DISTRIBUCION GEOGRAFICA: Uquía en Jujuy; varias localidades en la provincia de Buenos Aires en Argentina; Tarija y Ulloma en Bolivia; Tirapata en Perú (ver Alberdi y Prado, 1993).

NIVEL TIPO: «Edad-mamífero» Uquiense.

DISTRIBUCION ESTRATIGRAFICA: Fm. Uquía. Plioceno superior a la base del Pleistoceno medio («Edades-mamífero» Uquiense y Ensenadense).

DIAGNOSIS: *Hippidion* de talla media. El cráneo es grande en relación con el esqueleto postcranial. Retracción del nasal, por lo menos, al nivel del mesostilo de M². Las series dentarias presentan los caracteres diagnósticos del género, significativamente más cortas en la longitud P₂-M₃ que los de *H. principale*. El esqueleto es corto y fuerte, y las extremidades robustas. El acortamiento es más acusado en los metápodos y las falanges.

MATERIAL: El nuevo material consta de una primera falange del tercer dedo (1FIII, MLP 95-IX-1-3) y un fragmento de tibia rota y sin las extremidades proximal y distal (MLP 95-IX-1-4), procedentes de Esquina Blanca. El material procedente de las colecciones antiguas consta de: un fragmento de sínfisis totalmente deformada; cuatro dientes superiores derechos (un P₂, un P₃₋₄, un M¹⁻², y un M³) y dos inferiores izquierdos (un P₂, y un M₃, ambos en fragmentos de mandíbula); un fragmento de la cavidad glenoidea del omóplato; dos fragmentos de pelvis que conservan el acetábulo (uno derecho y otro izquierdo); un astrágalo izquierdo; una segunda falange del tercer dedo (2FIII) y otra tercera (3FIII).

DESCRIPCION: Las dimensiones de los dientes se listan en la tabla 1. El astrágalo, algo deteriorado, tiene un tamaño

Tabla 2.—Huesos de *Hippidion* procedentes de Esquina Blanca y Uquía (es la misma localidad)

Siglas	IFIII	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Observaciones
MLP 95-IX-1-4	Esq. Blancas	61	51,5	40,2	50	32,5	46,4	43,1	25,2	29	robusta
	2FIII										
MNCN-5363	Uquía	37,7	30,3	34,3	40,3	24,2	35,4				rodada
	3FIII										
MNCN-5365	Uquía	—	34 ca.	52,8	43,5	30,3	32 ca.				muy robusta
	Astrágalo										
MNCN-5369	Uquía	57,5	56,5	31	51 ca.	42,1	30,7	49,5			algo roto

Nomenclatura siguiendo las recomendaciones de la «*Hipparion* Conference, New York, 1981» (Eisenmann *et al.*, 1988). Los números del 1 al 9 indican las distintas dimensiones de cada uno de ellos.

próximo a los astrágalos más pequeños de Tarija (tabla 2). La 1FIII corresponde a un hueso robusto, ancho y corto. De la misma manera la 2FIII y la 3FIII corresponden a un animal robusto y de poca altura (tabla 2). El fragmento de tibia, aunque carece de sus extremos y está roto a lo largo, indica un hueso robusto, que podría corresponder a un hippidiforme. Las dimensiones del acetábulo de la pelvis son respectivamente 45,5 y 48. La cavidad glenoidea del omóplato es de 51 mm.

DISCUSION: Los dientes superiores corresponden al tamaño de los de *H. devillei*, y son más pequeños que los de *H. principale* (figura 3). Los inferiores también son más pequeños que los de estos últimos y, comparados con los de *H. saldiasi*, son de talla ligeramente menor, tanto los premolares como los molares. Los caracteres morfológicos (forma del protocono, ectofléxido, linguafléxido, etc.) son claramente de hippidiformes, lo que unido a su tamaño nos inclina a identificarlo como *H. devillei*. También el tamaño pequeño del astrágalo de Uquía lo aproxima a la forma pequeña de Tarija, *H. devillei* (tabla 2). La 1FIII presenta los caracteres típicos de *Hippidion*. La comparación de esta falange con los restos estudiados por Alberdi *et al.* (1986, 1987) y Alberdi y Prado (1992, 1993) y en especial con las falanges depositadas en el Museo de La Plata procedentes de la Patagonia extraandina, la sitúa entre las más pequeñas del grupo de los hippidiformes, correspondiente a *H. devillei* (figura 4: núms. 1 y 2). Los restos de la 2FIII y la 3FIII también indican un tamaño pequeño. Del fragmento de tibia sólo se puede decir, debido a su aspecto masivo, que podría corresponder a un hippidiforme (figura 4:3). Del análisis comparativo de estos restos deducimos que tanto la dentición como el esqueleto postcranial de *H. devillei* poseen el menor tamaño dentro de los hippidiformes. En el caso de los metápodos, éstos sufren un gran acortamiento, mayor en los restos correspondientes a *H. saldiasi*. Estos últimos tienen una longitud máxima (dimensión 1) de 148 mm en el McIII y 177-183 mm en el MtIII en la localidad de Ultima Esperanza, mientras que en *H. devillei* ésta alcanza 190 mm en el MtIII. Estas diferencias son mayores en los McIII que en los MtIII. Sería interesante llevar a cabo un estudio detallado sobre el acortamiento de la parte distal de las extremidades de los hippidiformes (especialmente en *H. devillei* y *H. saldiasi*), en relación con el medio en el que viven, para lo cual se necesitaría un mayor número de los restos correspondientes.

Por otra parte, los datos de Kraglievich (1934) sobre la altura de la mandíbula de Uquía a nivel de la parte anterior de P2 (dimensión 12 = aprox. 56) coinciden con los restos mandibulares de *H. devillei* de Tarija y también con los restos mandibulares de Barro Negro, en Mina Aguilar, Salta (Alberdi *et al.*, 1986). Sin embargo, las 1FIII de *H. saldiasi* son más largas (dimensión 1) que las de *H. devillei*. El material de Barro Negro parece ser más cercano a esta última especie en la longitud de su MtIII y la altura de la mandíbula, mientras que las dimensiones de su dentición caen dentro de la variabilidad de *H. saldiasi* (Alberdi *et al.*, 1986).

Validez de la inclusión de todos los hippidiformes en un único género, *Hippidion*

Recientemente, MacFadden (1997) ha rechazado la hipótesis sostenida por Alberdi (1987), y Alberdi y Prado (1993), de que las especies de caballos americanos deben reunirse en un solo género, *Hippidion*. MacFadden, sobre la base de la presencia de la fosa preorbital (DPOF) considera válido también el género *Onohippidion* creado por Moreno (1891). No es nuestra intención desarrollar en extenso estos argumentos que ya fueron puntualizados previamente (Alberdi y Prado, 1993; Prado y Alberdi, 1996) y son motivo de una réplica a las opiniones sostenidas por MacFadden (1977; ver Alberdi y Prado, en prensa). Sin embargo, debe señalarse que existe una opinión generalizada, principalmente entre los paleontólogos europeos que se especializan en la sistemática de los équidos, acerca de la variabilidad que presenta la DPOF (Gromova, 1949, 1952; Gabunia, 1959; Meladze, 1967; Zhegailo, 1978; Eisenmann *et al.*, 1987; entre otros) y, consecuentemente, sobre su dificultad para utilizarla con fines sistemáticos por encima del nivel de especie.

La «Edad-mamífero» Uquiense

Los mamíferos de la Formación Uquía se conocen desde los trabajos realizados por el naturalista Enrique de Carles en 1906 y 1909, en la zona de la Quebrada de Humahuaca (De Carles, 1912). Sobre la base de estos hallazgos, Castellanos (1923) fundó el «piso Uquiense». Kraglievich (1930) creó la «Formación Uqueana» basándose en el «piso Uquiense» de Castellanos y lo atribuyó al Plioceno medio. Sin embargo, años más tarde este mismo autor (Kraglievich, 1934) reconoció que los mamíferos de Uquía provenían de distintos horizontes estratigráficos, unos de un nivel inferior entre el post-Chapalmalense (=Chapadmalalense actual) y el Ensenadense, y otros de uno superior al Ensenadense.

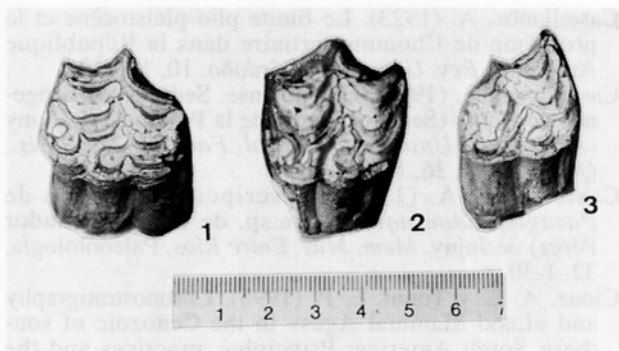


Fig. 3. Dientes superiores de *Hippidion devillei* procedentes de Uquía (Jujuy). 1: P² derecho (MNCN-5324); 2: P³⁻⁴ derecho (MNCN-5327); 3: M³ derecho (MNCN-5326), depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Buenos Aires (Argentina).

dense. Es a la fauna del primero a la que denomina «uquiense».

Pascual *et al.* (1965) reconocen la «Edad-mamífero» Uquiense y observan que esta unidad se ha definido sobre la base de una inferencia teórica y no de un registro incuestionable de mamíferos provenientes de su localidad tipo. En efecto, los registros procedentes de esta localidad representaban el hiato en la evolución de los mamíferos sudamericanos que Ameghino (1915) reconocía entre las faunas provenientes de sus «pisos u horizontes» Chapalmalense y Ensenadense en los acantilados costeros del sureste de la provincia de Buenos Aires. Este hiato era muy importante para Ameghino, ya que representaba el límite entre sus «formaciones» Araucana y Pampeana. Posteriormente, dicho hiato fue utilizado para definir el límite Plio-Pleistoceno en Argentina (Pascual y Fidalgo, 1972; Marshall *et al.*, 1984; Tonni *et al.*, 1992). Por otra parte, Cione y Tonni (1995) consideran que la «Edad-mamífero» Uquiense no está adecuadamente definida, por que la fauna Uquiense incluye muchos taxones también citados en las «Edades-mamífero» Chapadmalense y Ensenadense. A esto se suma que varios de los registros de Esquina Blanca son considerados endémicos de la región. En suma, estos autores proponen un nuevo piso y edad en reemplazo del Uquiense, denominado Marplatense.

La antigüedad del «Uquiense» sigue siendo motivo de debate. Las primeras manifestaciones sobre la edad de los sedimentos portadores de mamíferos uquienses fueron aportadas por De Carles (1912), quien los asignó al Montehermosense, al igual que Rovereto (1914). Kraglievich (1930) los asignó al Plioceno medio. Marshall *et al.* (1982), sobre la base de dataciones radioisotópicas y paleomagnéticas, proporcionaron un rango de edad entre los 2,5 y 1,5 Ma para la «Edad-mamífe-

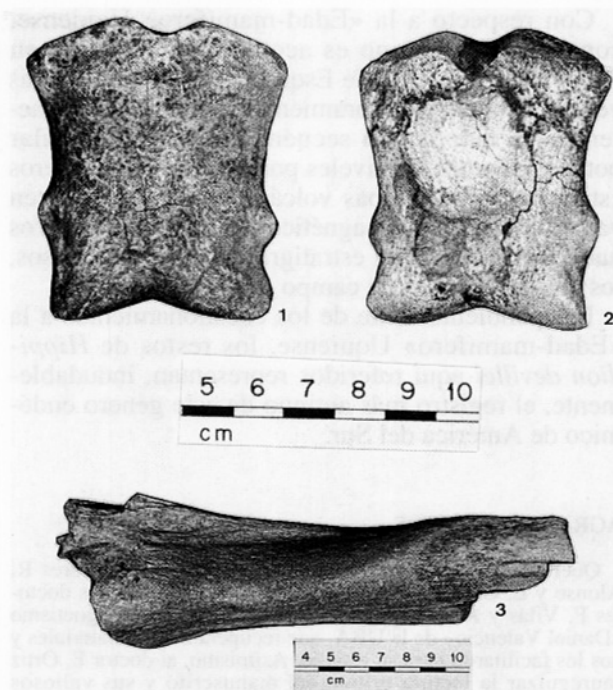


Fig. 4. Restos óseos de *Hippidion devillei* procedentes de Esquina Blanca, Uquía (Jujuy). 1: vista anterior de la I1III (MLP 95-IX-1-3); 2: idem vista posterior; 3: fragmento de tibia (MLP 95-IX-1-4). Depositados en el Museo de La Plata (La Plata, Buenos Aires, Argentina).

ro» Uquiense. Los recintos estudios paleomagnéticos de Walther *et al.* (1996) realizados en la Fm. Uquía de la localidad de San Roque, próxima a Esquina Blanca, no son concluyentes en cuanto a la edad. Sin embargo, la presencia de *Ctenomys* («*Paractenomys*»), tanto en San Roque como en Esquina Blanca, sugiere una «Edad-mamífero» Uquiense tardía para esta secuencia (Walther *et al.* 1996), ya que este subgénero se registra en la Formación San Andrés en la costa Bonaerense. Sobre la base de la presencia de *P. chapadmalensis*, Cione y Tonni (1995) nominan una biozona que refieren a la Subedad Sanandresense.

Conclusiones

Los restos analizados más arriba indican la presencia de *Hippidion devillei* en la Formación Uquía. Los datos paleomagnéticos indicarían una edad cercana al límite Matuyama/Gauss para los niveles portadores, y nos inclinaría a aceptar la primera hipótesis de Walther *et al.* (1996), que indica que estas localidades tendrían que situarse entre el final de la edad magnética Gauss y la base del «evento magnético Olduvai».

Con respecto a la «Edad-mamífero» Uquiense, consideramos que no es aconsejable descartar su validez. La localidad de Esquina Blanca tiene varias ventajas sobre los afloramientos de la costa Bonariense, ya que es una secuencia con una singular potencia, donde los niveles portadores de mamíferos están asociados a tobas volcánicas y donde existen valiosos datos paleomagnéticos. Si bien los registros nuevos con precisión estratigráfica son aún escasos, los nuevos trabajos de campo son prometedores.

Independientemente de los cuestionamientos a la «Edad-mamífero» Uquiense, los restos de *Hippidion devillei* aquí referidos representan, indudablemente, el registro más antiguo de este género endémico de América del Sur.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer de manera especial a los doctores R. Alonso y E. Gallardo de la Universidad de Salta y a los doctores F. Vilas y A. Walther del laboratorio de Paleomagnetismo «Daniel Valencio» de la UBA, que recuperaron los materiales y nos los facilitaron para su estudio. Asimismo, al doctor E. Ortiz Jaureguizar la lectura crítica del manuscrito y sus valiosos comentarios. Este trabajo ha sido posible gracias al Proyecto de Investigación conjunta con Iberoamérica (1994-96) y PB94-0071 de la DGICYT, España, así como el subsidio de la SECYT-UNC al INCUAPA, Argentina.

Referencias

- Alberdi, M. T. (1987). La familia Equidae, Gray 1821 (Perissodactyla, Mammalia) en el Pleistoceno de Sudamérica. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Bolivia, 1, 484-499.
- Alberdi, M. T., Fernández, J., Menegaz, A. N. y Prado, J. L. (1986). *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en sedimentos del Pleistoceno tardío de la localidad Barro Negro (Jujuy, Argentina). *Estudios Geol.*, 42, 487-493.
- Alberdi, M. T., Menegaz, A. N. y Prado, J. L. (1987). Formas terminales de *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos del Pleistoceno tardío - Holoceno de la Patagonia (Argentina y Chile). *Estudios Geol.*, 43, 107-115.
- Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (1992). El registro de *Hippidion* Owen, 1869 y *Equus* (Amerhippus) Hoffstetter, 1950 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Ameghiniana*, 29, 265-284.
- Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (1993). Review of the genus *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia: Perissodactyla) from the Pleistocene of South America. *Zool J. Linnean Soc.*, 108, 1-22.
- Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (en prensa). Comments on: Pleistocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onohippidium* (Mammalia: Equidae) by B. J. MacFadden. *J. Vertebrate Paleont.*
- Ameghino, C. (1915). El fémur de Miramar. Una prueba más de la presencia del hombre en el Terciario de la República Argentina. Nota preliminar. *Anales Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, 26, 433-450.
- Castellanos, A. (1923). Le limite plio-pléistocène et le problème de l'homme tertiaire dans la République Argentine. *Rev. Univ. Nac. Córdoba*, 10, 110-122.
- Castellanos, A. (1950). El Uquiense. Sedimentos neógenos de Uquía (Senador Pérez) de la Provincia de Jujuy (Argentina). *Univ. Nac. Litoral, Fac. Cs. Mat., Fís., Quím. y Nat.*, 36, 1-55.
- Castellanos, A. (1953). Descripción de restos de *Paraglyptodon uquiensis* n.sp. de Uquía (Senador Pérez) de Jujuy. *Mem. Mus. Entre Ríos*, Paleontología, 32, 1-30.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. (1995). Chronostratigraphy and «Land Mammal Ages» in the Cenozoic of southern South America: Principles, practices and the «Uquian» problem. *J. Paleontology*, 69, 135-159.
- De Carles, E. (1912). Ensayo geológico-descriptivo de las Huayquerías del sur de Mendoza (Dep. de San Carlos). *Anales Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, 22, 77-95.
- Eisenmann, V., Alberdi, M. T., De Giuli, C. y Staesche, U. (1988). Studying Fossil Horses. Leiden: E. J. Brill, 1-72.
- Eisenmann, V., Sondaar, P. Y., Alberdi, M. T. y De Giuli, C. (1987). Is horse phylogeny becoming a play-field in the game of theoretical evolution? *J. Vertebrate Paleont.*, 7, 224-229.
- Gabunia, L. K. (1959). Histoire du genre *Hipparion*. (Translated from Russian by J. P. De Saint-Aubin and J. Roger). *Bureau Rech. Géol. Min.*, Paris 1961, 510 págs.
- Gervais, P. (1855). *Recherches sur les Mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*. Chez P. Bertrand, Libraire-Editeur, Paris.
- Gromova, V. I. (1949). Histoire des chevaux (genre *Equus*) de l'Ancien Monde. *Trudy Paleontologicheskogo Institutu Akademii Nauk SSSR*, 7, 1-373 (French translation: Centre Études Documents Paléontologie 13, Paris 1965).
- Gromova, V. I. (1952). Le genre *Hipparion*. *Inst. Paléontologie Academia Science URSS, Moscow* (In Russian, French translation by P. Saint-Aubin, Bureau des Recherches Minières et Géologiques, Paris, Ann. Centre d'Études Documents Paléontologie, 12, 1-473).
- Kraglievich, L. (1930). La formación Friaseana del río Frias, río Fénix, Laguna Blanca, etcétera, y su fauna de Mamíferos. *Physis*, 10, 127-161.
- Kraglievich, L. (1934). *La antigüedad Pliocena de las Faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Imprenta «El Siglo Ilustrado», Montevideo, 1-136.
- MacFadden, B. J. (1997). Pleistocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onohippidium* (Mammalia: Equidae). *J. Vertebrate Paleont.*, 17, 199-218.
- Manca, N. del V. (1981). *Contribución al conocimiento geológico de la zona Angosto de Perchel, Departamento de Tilcara, Provincia de Jujuy*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, 232 págs. (inédita).
- Marshall, L. G. (1982). Calibration of the Age of Mammals in South America. *Geobios*, Mem. Sp. 6, 427-437.
- Marshall, L. G., Butler, R. F., Drake, R. E. y Curtis, G. H. (1982). Geochronology of Type Uquian (Late Cenozoic) land mammal age, Argentina. *Science*, 216, 986-989.
- Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombin, M. y Mone, A. (1984). Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the continental

- mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata*, Mém. Extr., 1-76.
- Meladze, G. K. (1967). *Hipparionovaia fauna Arkneti i Bazaleti*. Izdatel'stvo «Metsnierebl», Tbilisi, 1-168.
- Moreno, F. P. (1891). *Onohippidium muñizi*: Breve noticia sobre los restos fósiles de un género nuevo de la familia de los Equidos conservados en el Museo de La Plata. *Rev. Mus. La Plata*, 2, 65-71.
- Pascual, R. y Fidalgo, F. (1972). The problem of the Plio-Pleistocene boundary in Argentina (South America). *International Colloquium on the Problem «The Boundary between Neogene and Quaternary»*, Moscow, 205-262.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E., Gondar, D. y Tonni, E. P. (1965). Las edades del Cenozoico Mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales Com. Invest. Cient*, Buenos Aires, 6, 165-193.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. (1996). Land mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. En: *Contributions of Southern South American to Vertebrate Paleontology* (G. Arratia, ed.), Münchner Geowissenschaftliche Abh. A Geologie und Paläontologie, 30, 265-319.
- Prado, J. L. y Alberdi, M. T. (1996). A cladistic analysis of the Horses of the tribe Equini. *Palaeontology*, 39, 663-680.
- Rovereto, C. (1914). Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, 25, 1-250.
- Tonni, E. P., Alberdi, M. T., Prado, J. L., Bargo, M. S. y Cione, A. L. (1992). Changes of mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoec.*, 95, 179-194.
- Turner, I. C. M. y Méndez, V. (1979). Puna. En: *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional Ciencias de Córdoba, I, 13-56.
- Turner, I. C. M. y Monn, R. (1979). Cordillera Oriental. En: *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional Ciencias de Córdoba, II, 57-94.
- Walther, A. M., Orgeira, M. J., Reguero, M. A., Verzi, D. H., Chernoglasov, C., Vilas, J. F., Sinito, A. M. y Herrero Bervera, E. (1996). Nuevo estudio paleomagnético de la Formación Uquía de la provincia de Jujuy, Argentina. *Rev. Asoc. Geol. Argentina*, 51, 355-364.
- Webb, S. D. (1985). Late Cenozoic Mammal dispersal between the Americas. En: F. G. Stehli y S. D. Webb (eds.), *The Great American biotic interchange*. Plenum Press, Topics in Geobiology, 4, 357-386.
- Zhegallo, V. I. (1978). The Hipparion of Central Asia. *The joint Soviet-Mongolian Paleont. Exp. Trudy*, 7, 1-156.

Recibido el 15 de octubre de 1997.

Aceptado el 8 de enero de 1998.